



## Dieta y parasitismo de *Leptodactylus diptyx* (Anura: Leptodactylidae) del nordeste argentino

### Diet and parasitism of *Leptodactylus diptyx* (Anura: Leptodactylidae) from Northeastern Argentina

Víctor Hugo Zaracho<sup>✉</sup>, José Luis Acosta and Matías Fernando Lamas

Laboratorio de Herpetología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste. Av. Libertad 5470 (3400) Corrientes, Argentina.

✉ victorzaracho@yahoo.com.ar

**Resumen.** Diversos aspectos de la historia natural de especies del grupo *Leptodactylus marmoratus* son escasamente conocidos y la poca información existente aborda principalmente los de la biología reproductiva. El objetivo de este trabajo es aportar información acerca de la dieta y del parasitismo de poblaciones de *Leptodactylus diptyx* del nordeste argentino. Para el estudio trófico, se analizó el contenido estomacal e intestinal de 22 individuos adultos, mientras que para el estudio parasitario, se examinó el tubo digestivo de 40 individuos. Se registró un total de 91 presas, clasificadas en 17 categorías, entre las cuales los himenópteros formicidos fueron los más numerosos (45%) y frecuentes (55%). Otras presas importantes fueron colémbolos, coleópteros y arañas. Los valores de diversidad de presas (índice de Shannon) y amplitud del nicho (índice de Levins) fueron 2.06 y 4.29, respectivamente. El 57.5% de los individuos examinados resultó positivo al examen de endoparásitos, entre los que se incluyen nematodos y acantocefalos. *Leptodactylus diptyx* representa un nuevo hospedador para los nematodos *Cosmocerca* sp. y *Aplectana* sp.

Palabras clave: Anura, Leptodactylidae, *Leptodactylus*, grupo *marmoratus*, alimentación, parásitos, historia natural.

**Abstract.** The natural history of the *Leptodactylus marmoratus* species group is poorly known, and there is scarce available information mainly referred to aspects of the reproductive biology. The objective of this study was to contribute to the knowledge of the trophic biology and of the parasitism of *Leptodactylus diptyx* populations from Northeastern Argentina. The stomach and intestine contents of 22 adult individuals were analyzed for the trophic study, while the alimentary canal and body cavity of 40 individuals were examined for parasites. The diet consisted of 17 different prey items, including mainly Formicidae hymenopterans, collembolans, coleopterans, and spiders. The values of prey diversity calculated by Shannon's index ( $H'$ ) and niche amplitude by Levins's index were 2.06 and 4.29, respectively. The 57.5% of the examined individuals were parasitized by nematodes and acanthocephalans. *Leptodactylus diptyx* is a new host for *Cosmocerca* sp. and *Aplectana* sp. nematodes.

Key words: Anura, Leptodactylidae, *Leptodactylus*, *marmoratus* group, feeding, parasites, natural history.

## Introducción

En tiempos donde la conservación de especies de anuros es un tema relevante, debido a los numerosos reportes de la declinación y extinción de especies, el conocimiento de distintos aspectos de su historia natural, representa una importante herramienta para enfrentar estos problemas. Por otra parte, la existencia de especies crípticas, como ocurre dentro del grupo *Leptodactylus marmoratus*, en el que se incluye *Leptodactylus diptyx* (Boettger, 1885), puede alterar significativamente nuestra visión de la biodiversidad y conservación; muchas especies no descritas podrían estar en riesgo de extinción, y por lo

tanto, son ignorados datos valiosos, como distribuciones, estado de sus poblaciones, historias de vida, asociaciones al hábitat y amenazas (Angulo e Icochea, 2010).

Los primeros aportes sobre la historia natural para integrantes del grupo *Leptodactylus marmoratus* son los de A. Lutz (1931) y B. Lutz (1947), quienes describieron características de la puesta y del desarrollo larval de *L. marmoratus* (publicados como *Leptodactylus nanus*).

La mayoría de los estudios sobre aspectos de la historia natural del grupo se refieren a sus características reproductivas (De la Riva, 1995; Kokubum y Giaretta, 2005; Prado y Haddad, 2005; Kokubum y Souza, 2008; Menin et al., 2009). Otros temas, como dieta o parasitismo han sido pobremente abordados, o bien, la información disponible, corresponde a datos anecdóticos (De Fabio,

1982; Vicente et al., 1990; Bursley et al., 2001; Araújo et al., 2007; Almeida-Gomes et al., 2007; Goldberg et al., 2007; Zaracho y Lamas, 2008).

*Leptodactylus diptyx* se distribuye en Bolivia, Paraguay, Brasil y Argentina. Las poblaciones argentinas fueron asignadas a esta especie por De la Riva (1996), pero su estado taxonómico es confuso y posiblemente representa un complejo de especies (Zaracho, 2011).

El objetivo de este trabajo es describir la dieta y la fauna de endoparásitos de poblaciones de *L. diptyx* del noreste argentino, con el fin de contribuir al conocimiento de la historia natural de las especies del grupo *Leptodactylus marmoratus*.

## Materiales y métodos

Los ejemplares de *Leptodactylus diptyx*, identificados de acuerdo con Zaracho (2011), fueron capturados manualmente entre abril de 2005 y noviembre de 2009 en 5 localidades del noreste argentino: Corrientes (27°28' S, 58°46' O) y Paso de la Patria (27°19' S, 58°46' O), en la provincia de Corrientes; Comandante Fontana (25°20' S, 59°41' O) y Laguna Naick Neck (25°10' S, 58°07' O), en la provincia de Formosa; y Paraje Las Tablas (26°11' S, 59°38' O), en la provincia de Chaco.

Los individuos fueron sacrificados según protocolos estandarizados (Beaupre et al., 2004) y posteriormente fijados con formol al 10% y conservados en alcohol al 70%. Para cada uno se registró el sexo, la longitud hocico-cloaca y el ancho máximo de la boca. Las medidas fueron obtenidas con un calibre digital de 0.01 mm de precisión.

Para el estudio trófico, se examinó el contenido estomacal e intestinal de 22 individuos (15 machos, 5 hembras y 2 juveniles) bajo microscopio estereoscópico. Cada presa se identificó hasta nivel de orden o familia según Morrone y Coscarón (1998), Brewer y Arguello (1980) y Ruppert y Barnes (1996). Se registró la numerosidad, la frecuencia de presencia (porcentaje de estómagos donde cada individuo presa estuvo presente) y el volumen de cada presa. El volumen de cada presa alimenticia se estimó usando la fórmula del esferoide:  $V = 4/3 \pi (a/2) (b/2)$ , donde  $a$  = largo y  $b$  = ancho (Dunham, 1983).

Se determinó además la importancia relativa de cada una de las presas utilizando el índice IRI (índice de importancia relativa):  $IRI = 100 \times AL / \Sigma AL$ , donde  $AL$  = % de frecuencia de presencia + % de numerosidad por categoría + % de volumen por categoría (George y Hadley, 1979).

Para establecer la jerarquía de la dieta se aplicó al IRI un criterio de categorización, que toma el valor más alto del índice y a partir de éste calcula el porcentaje de todos

los demás valores. Los individuos presa se consideraron fundamentales cuando su porcentaje fue entre 100% y 75%; secundario, entre 75% y 50%; accesorio, entre 50% y 25% y accidental cuando fue menor a 25% (Montori, 1991).

Para evaluar la diversidad de la dieta se empleó el índice de diversidad de Shannon  $H'$  (Shannon y Weaver, 1949), calculado con el logaritmo natural. La amplitud del nicho trófico se obtuvo mediante el índice propuesto por Levins (1968). A partir de este índice se calculó la amplitud estandarizada del nicho (Hurlbert, 1978), con el fin de comparar los resultados de este estudio con los de otras investigaciones.

Para analizar la relación entre el tamaño de los individuos y el de los individuos presa, se realizó un análisis de regresión considerando la presa de mayor volumen de cada estómago (variable dependiente) y el ancho de cabeza (variable independiente).

Para el estudio parasitológico se examinó el tubo digestivo de 40 ejemplares (31 machos, 8 hembras y un juvenil). Los parásitos se estudiaron *in vivo* y se cuantificaron *in situ*; posteriormente, se fijaron con formol al 5% y se procesaron según el grupo al que pertenecieran. Para nematodos y acantocefalos se hicieron preparaciones temporales con lactofenol de Amman y alcohol glicerinado. Los digéneos fueron comprimidos entre portaobjeto y cubreobjeto, se tiñeron con carmín clorhídrico diluido en alcohol de 96° (1:6), se deshidrataron en la serie alcohólica tradicional y fueron montados en bálsamo de Canadá. La determinación taxonómica de los helmintos se realizó siguiendo los criterios de Golvan (1956) y Vicente et al. (1990). La prevalencia e intensidad media de infección se calculó de acuerdo con Bush et al. (1997).

Las ranas examinadas se depositaron en la Colección Herpetológica de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina (UNNEC 8293-8295, 8354, 8367, 8505, 8531, 8800, 8974, 8994, 9000, 9002-9003, 9075-9076, 9551, 9704, 9718-9719, 9725-9727, 9856-9859, 9861, 9863, 9865, 9868, 9870 y VZ 174-176, 310-311, 315-318) y los parásitos fueron incorporados a la Colección Helmintológica del Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina (MLP 6528-6533).

## Resultados

**Dieta.** El 68.18% ( $n = 15$ ) de los individuos analizados presentaron contenido estomacal o intestinal. Se registró un total de 91 presas, pertenecientes a 17 presas diferentes, entre las cuales los himenópteros formicidos fueron los más numerosos y frecuentes, seguidos por colémbolos, coleópteros y arañas (Cuadro 1). En cuanto a la

**Cuadro 1.** Composición de la dieta de *Leptodactylus diptyx* en el nordeste argentino

	<i>N</i>	<i>N</i> %	<i>F</i>	<i>F</i> %	<i>V</i> (mm <sup>3</sup> )	<i>V</i> %	<i>IRI</i>	<i>JD</i>
INSECTA								
Hymenoptera Formicidae	41	45.05	12	55	23.48	12.60	27.51	100
Collembola	8	8.79	4	18	2.57	1.38	6.82	25
Coleoptera	7	7.69	5	23	18.27	9.81	9.77	35
Hemiptera	5	5.49	4	18	25.40	13.63	9.15	33
Hymenoptera no Formicidae	2	2.20	2	9	0.30	0.16	2.70	10
Mantodea	1	1.10	1	5	4.94	2.65	2.02	7
Larvas de insectos	3	3.30	3	14	14.35	7.70	5.99	22
Diptera	2	2.20	1	5	1.07	0.57	1.76	6
Ooteca	1	1.10	1	5	3.02	1.62	1.75	6
MYRIAPODA								
Chilopoda	3	3.30	2	9	4.16	2.23	3.52	13
CRUSTACEA								
Isopoda	3	3.30	2	9	13.74	7.38	4.86	18
PLATYHELMINTHES								
Turbellaria	1	1.10	1	5	2.44	1.31	1.67	24
MOLLUSCA								
Gastropoda pulmonata	2	2.20	1	5	18.85	10.12	4.25	15
ANNELIDA								
Oligochaeta	2	2.20	1	5	46.29	24.85	8.09	29
Hirudinea	1	1.10	1	5	0.73	0.39	1.43	15
ARACHNIDA								
Araneae	8	8.79	4	18	6.32	3.39	7.34	27
Acari	1	1.10	1	5	0.36	0.19	1.38	5
TOTAL	91	100			186.28	100	100	

*N*, valores de numerosidad absoluta; *N*%, valores de numerosidad relativa; *F*, frecuencia absoluta; *F*%, frecuencia relativa; *V*, volumen absoluto; *V*%, volumen porcentual; *IRI*, índice de importancia relativa; *JD*, jerarquización de la dieta.

jerarquización de la dieta, los himenópteros (Formicidae) se identificaron como fundamentales; los colémbolos, coleópteros (Elateridae, Staphilinidae), hemípteros (Auchenorrhyncha), lombrices y arañas, como accesorios y el resto como accidentales. Por último, 6 estómagos presentaron restos vegetales.

*Leptodactylus diptyx* presentó un índice de diversidad igual a 2.06 y un nicho trófico de 4.29, que estandarizado es de 0.23. No se observó correlación significativa entre el ancho de la boca y el volumen de las presas ( $R^2= 0.204$ ;  $p= 0.091$ ).

*Endoparásitos.* El 57.5% ( $n= 23$ ) de los individuos que se examinaron estaban parasitados. El porcentaje de infección de machos y hembras fue de 58.06% y 62%, respectivamente.

Se hallaron 18 ejemplares parasitados por larvas de acantocefalos (cistacanto) del género *Centrorhynchus* y 9 por nematodos, incluyendo adultos de los géneros *Cosmocerca* sp. y *Aplectana* sp. y larvas no determinadas (Cuadro 2). Con respecto a los nematodos *Cosmocerca* y *Aplectana*, no pudo lograrse una determinación específica debido a la ausencia de ejemplares machos, los cuales

resultan imprescindibles para clasificarlos, mientras que los estadios larvales no permitieron una mayor aproximación taxonómica. La prevalencia e intensidad media, estadio y localización de los parásitos se presentan en el Cuadro 2. En relación con la prevalencia por sexo, los resultados mostraron que para los acantocefalos fue de 45.16% en machos y 50% en hembras y para los nematodos de 21.43% en machos y 25% en hembras, respectivamente.

## Discusión

Desde el punto de vista trófico, *L. diptyx* puede considerarse un taxón generalista, con tendencia a la mirmecofagia. La presencia de restos vegetales en algunos contenidos estomacales posiblemente se deba a una ingestión accidental.

Los escasos datos disponibles sobre la dieta de especies que integran el grupo *L. marmoratus* corresponden a los brindados para una población de *Leptodactylus* sp. de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil (Araújo et al., 2007) y para una población de *Leptodactylus marmoratus* de Ilha Grande, Río de Janeiro, Brasil (Almeida-Gomes et al., 2007).

**Cuadro 2.** Prevalencia, intensidad media (intervalo), estadio y localización de los helmintos parásitos de *Leptodactylus diptyx* registrados en diferentes localidades del nordeste argentino

Helmintos	Prevalencia (%)	Intensidad media(intervalo)	Estadio	Localización
<b>NEMATODA</b>				
<i>Cosmocerca</i> sp.	2.50	6	Adulto	Intestino grueso
<i>Aplectana</i> sp.	15	2.83 (1-6)	Adulto	Intestino grueso
Nematoda indeterminado	2.50	6	Larva	Mesenterio
Pharyngodonidae gen. sp.	2.50	2	Larva	Estómago-intestino grueso
<b>ACANTHOCEPHALA</b>				
<i>Centrorhynchus</i> sp.	45	3.88 (1-19)	Cistacanto	Mesenterio

En la comparación de la dieta de las 3 especies (considerando los ejemplares presa en el nivel de orden), la amplitud estandarizada del nicho trófico varió entre 0.23 para las poblaciones argentinas y 0.35 para la población de Uberlândia. Para la población de Ilha Grande el valor fue igual a 0.26.

La composición de la dieta fue numéricamente similar en los 3 taxones. En la dieta de la población de Uberlândia, los formícidos también ocuparon el primer lugar (24.8%), seguidos por coleópteros (10.5%), arácnidos (10.5%), larvas de insectos (10.7%) y hemípteros (9.98%). Además se registraron isópteros (9.5%) y blatoideos (7.3%) no encontrados en la dieta de *L. diptyx*.

En la dieta de *Leptodactylus marmoratus* de Ilha Grande, las presas más numerosas fueron formícidos (33.3%) e isópodos (33.3%), aunque estos últimos fueron los dominantes en términos de volumen (50.1%). En la dieta de esta especie, también estuvieron presentes colémbolos, coleópteros, dípteros, quilópodos, arañas, ácaros y gastrópodos, de manera similar a lo observado en *L. diptyx*.

De acuerdo con los datos disponibles, la dieta de los representantes del grupo *L. marmoratus* está compuesta principalmente de pequeños artrópodos, con una marcada preferencia por los himenópteros formícidos.

La presencia de parásitos infectando especies del grupo *Leptodactylus marmoratus* ha sido escasamente investigada; únicamente se conocen algunas citas aisladas para *L. andreae*, *L. diptyx*, *L. hylaedactylus*, *L. marmoratus* y *L. martinezi* (Cuadro 3). *Leptodactylus diptyx*, representa un nuevo hospedador para *Aplectana* sp. y *Cosmocerca* sp. Los cosmocercidos, son parásitos comunes del intestino de anfibios y reptiles, presentan ciclos de vida directos (monoxeno) y las larvas infectantes ingresan al hospedador por vía oral (*Aplectana*) o a través de la piel (*Cosmocerca*) (Anderson, 2000). Previamente han sido hallados cosmocercidos de estos géneros en numerosas especies de anuros neotropicales, incluyendo varias del nordeste argentino, entre ellos *Pseudopaludicola falcipes*, *Rhinella major*, *R. fernandezae*, *R. bergi*, *R. schneideri*, *Leptodactylus bufonius*, *L. chaquensis*, *L. latinasus*, *Physalaemus santafecinus*, *Scinax nasicus*, *S. acuminatus*,

*Odontophrynus americanus*, *Dendropsophus nanus*, *D. sanborni* e *Hypsiboas raniceps* (Mordeglia y Digiani, 1998; González y Hamann, 2004; González y Hamann, 2006a, 2006b; Hamann et al., 2006a, 2006b; González y Hamann, 2007; González y Hamann, 2008; González y Hamann, 2009a, 2009b; Hamann et al., 2009; González y Hamann, 2010; González y Hamann, 2011).

Todos los nematodos adultos registrados en *L. diptyx* fueron hembras, probablemente debido a que el examen parasitológico estuvo focalizado principalmente al tubo digestivo. González y Hamann (2004) en *Pseudopaludicola falcipes* registraron que los machos de *Cosmocerca podicipinus* se hallaron más frecuentemente en el pulmón (98%), mientras que las hembras infectaron exclusivamente el intestino grueso. Anderson (2000), menciona que en algunas especies de este género, los parásitos pasan un periodo de desarrollo en los pulmones antes de establecerse en el intestino, donde desarrollan a adultos. Las larvas del acantocefalo *Centrorhynchus* sp. se han encontrado previamente en varios anfibios sudamericanos (Smales, 2007a, 2007b), incluyendo *L. diptyx* (Zaracho y Lamas, 2008) y en otras especies del nordeste argentino como *Leptodactylus latinasus* (Hamann et al., 2006b) y *L. bufonius* (González y Hamann, 2006b). Los hospedadores definitivos de estos acantocefalos son aves rapaces diurnas y nocturnas (Falconiformes o Strigiformes) y sus hospedadores intermediarios incluyen isópodos o insectos (ortópteros o coleópteros). También se han registrado varios hospedadores paraténicos, entre ellos anfibios, reptiles y mamíferos, los cuales desempeñan un papel fundamental en su transmisión a las aves (Buron y Golvan, 1986). *Leptodactylus diptyx*, entonces, puede considerarse un hospedador paraténico, teniendo en cuenta además, que en su dieta se han encontrado algunos de los hospedadores intermediarios (Cuadro 1).

Los estudios sobre dieta y parasitismo en anfibios contribuyen al conocimiento de la historia natural de las especies. Además, parámetros ecológicos, como la dieta, han sido utilizados para determinar el estado de conservación en tetrápodos (Recca et al., 1994), ya que los taxones especialistas son más vulnerables que los generalistas

**Cuadro 3.** Registro de parásitos en diferentes especies de *Leptodactylus* del grupo *marmoratus*

<i>Especies</i>	<i>Parásitos</i>	<i>Localidades</i>	<i>Sitios de infección</i>	<i>Referencias</i>
<i>L. marmoratus</i>	<i>Physaloptera</i> sp.	Itaguaí. R.J. Brasil	Pared estomacal/ peritoneo visceral	Vicente et al. (1990)
	<i>Aplectana</i> sp.	Itaguaí. R.J. Brasil	Intestino grueso	Vicente et al. (1990)
	<i>Cosmocerca parva</i>	Itaguaí. R.J. Brasil	Intestino	Vicente et al. (1990)
	<i>Physaloptera</i> sp.	Itaguaí. R.J. Brasil	Pared estomacal/ peritoneo visceral	De Fabio (1982)
<i>L. andreae</i>	<i>Cosmocerca brasiliense</i>	Madre de Dios, Perú	Intestino grueso	Bursey et al. (2001)
<i>L. hylaedactylus</i>	<i>Cosmocerca brasiliense</i>	Madre de Dios, Perú	Intestino grueso	Bursey et al. (2001)
<i>L. martinezi</i>	<i>Brachycoelium salamandrae</i>	Novo Progresso. Pará. Brazil	Intestino delgado	Goldberg et al. 2007
<i>L. diptyx</i>	<i>Catadiscus</i> sp. <i>Centrorhynchus</i> sp. (cistacantos)	Corrientes. Argentina	Intestino grueso Mesenterio	Zaracho y Lamas (2008)
<i>L. diptyx</i>	<i>Cosmocerca</i> sp.	Paso de la Patria. Corrientes. Argentina	Intestino grueso	Presente estudio
<i>L. diptyx</i>	<i>Aplectana</i> sp.	Corrientes. Corrientes. Argentina Lag. Naick Neck. Formosa. Argentina	Intestino grueso	Presente estudio
<i>L. diptyx</i>	<i>Centrorhynchus</i> sp. (cistacantos)	Paso de la Patria, Corrientes. Argentina Corrientes, Corrientes. Argentina Lag. Naick Neck, Formosa. Argentina	Mesenterio	Presente estudio

(Bunnell, 1978). Por otra parte, los parásitos son buenos indicadores de la biología de sus hospedadores, en particular si se tiene en cuenta su ciclo de vida (González y Hamann, 2006a).

### Agradecimientos

A L. Lunaschi (División Zoología, Invertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina), por su colaboración con la identificación de algunos parásitos. A la Dirección de Fauna y Parques de la provincia de Formosa; a la Dirección de Fauna y Áreas Naturales Protegidas de la provincia de Chaco y a la Dirección de Recursos Naturales de la provincia de Corrientes, por los permisos correspondientes para la colección de ejemplares en sus respectivas áreas. A la Secretaría General de Ciencia y Técnica (UNNE) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por financiar parcialmente los trabajos de investigación.

### Literatura citada

Almeida-Gomes, M., M. Van Sluys y C. F. Duarte Rocha. 2007. Ecological observations on the leaf-litter frog *Adenomera*

*marmorata* in an Atlantic rainforest area of southeastern Brazil. *Herpetological Journal* 17:81-87.

Anderson, R. C. 2000. Nematode Parasites of Vertebrates: Their Development and Transmission, segunda edición. CABI, Wallingford. 650 p.

Angulo, A. y J. Icochea. 2010. Cryptic species complexes, widespread species and conservation: Lessons from Amazonian frogs of the *Leptodactylus marmoratus* group (Anura, Leptodactylidae). *Systematics and Biodiversity* 8:357-370.

Araújo, M., S. F. Dos Reis, A. A. Giaretta, G. Machado y D. I. Bolnick. 2007. Intrapopulation diet variation in four frogs (Leptodactylidae) of the Brazilian Savannah. *Copeia* 4:855-865.

Beaupre, S. B., E. R. Jacobson, H. B. Lillywhite y K. Zamudio. 2004. Guidelines for use of live amphibians and reptiles in field and laboratory research. 2nd Edition. Revised by the Herpetological Animal Care and Use Committee (HACC) of the American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Lawrence, Kansas. 42 p.

Brewer, M. y N. Arguello. 1980. Guía ilustrada de insectos comunes de la Argentina. *Miscelánea* 67. Fundación Miguel Lillo, Tucumán. 131 p.

Bunnell, F. L. 1978. Constraints of small population. *In* Proceedings of a Working Meeting of the Deer Specialist

- Group of the Survival Service Commission. Threatened deer. IUCN/SSC, Gland, Suiza. p. 265-287.
- Buron, I. y Y. Golvan. 1986. Les hôtes des Acanthocéphales: I. Les hôtes intermédiaires. Annales de Parasitologie Humaine et Comparée 61:581-592.
- Burseley, C. R., S. R. Goldberg y J. R. Parmelee. 2001. Gastrointestinal helminths of 51 species of anurans from Reserva Cuzco Amazónico, Peru. Comparative Parasitology 68:21-35.
- Bush, A. O., K. D. Lafferty, J. M. Lotz y A. W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. Journal of Parasitology 83:575-583.
- De Fabio, S. P. 1982. Helmintos de populações simpátricas de algumas espécies de anfíbios anuros da família Leptodactylidae. Arquivos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro 5:69-83.
- De la Riva, I. 1995. A new reproductive mode for the genus *Adenomera* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae): Taxonomic implications for certain Bolivian and Paraguayan populations. Studies on Neotropical Fauna and Environment 30:15-29.
- De la Riva, I. 1996. The specific name of *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae) in the Paraguay River basin. Journal of Herpetology 30:556-558.
- Dunham, A. E. 1983. Realized niche overlap, resource abundance and intensity of interspecific competition. In Lizards Ecology, R. D. Huey, E. R. Pianka y T. W. Schoener (eds.). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. p. 261-280.
- George, E. L. y W. F. Hadley. 1979. Food and habitat partitioning between rock bass (*Ambloplites rupestris*) and smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) young of the year. Transaction of American Fisheries Society 108:253-257.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey, J. P. Caldwell, L. J. Vitt y G. C. Costa. 2007. Gastrointestinal helminths from six species of frogs and three species of lizards, sympatric in Pará State, Brazil. Comparative Parasitology 74:327-342.
- Golvan, Y. 1956. Le genre *Centrorhynchus* Lühe, 1911 (Acanthocephala-Polymorphidae). Révision des espèces européennes et description d'une nouvelle espèce africaine parasite de Rapace diurne. Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire 18:732-785.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2004. Primer registro de *Cosmocerca podicipinus* Baker y Vaucher, 1984 (Nematoda: Cosmocercidae) en *Pseudopaludicola falcipes* (Hensel, 1867) (Amphibia: Leptodactylidae) en Corrientes, Argentina. Facena 20:65-72.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2006a. Nematodes parásitos de *Chaunus granulatus major* (Müller y Hellmich, 1936) (Anura: Bufonidae) en Corrientes, Argentina. Cuadernos de Herpetología 20:43-49.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2006b. Helmintos parásitos de *Leptodactylus bufonius* Boulenger, 1894 (Anura: Leptodactylidae) de Corrientes, Argentina. Revista Española de Herpetología 20:39-46.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2007. Nematode parasites of two species of *Chaunus* (Anura: Bufonidae) from Corrientes, Argentina. Zootaxa 1393:27-34.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2008. Nematode parasites of two anurans species, *Rhinella schneideri* (Bufonidae) and *Scinax acuminatus* (Hylidae), from Corrientes, Argentina. Revista de Biología Tropical 56:2147-2161.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2009a. First report of nematodes in the common lesser escuerzo *Odontophrynus americanus* (Duméril and Bibron, 1841) (Amphibia: Cycloramphidae) from Corrientes, Argentina. Comparative Parasitology 76:122-126.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2009b. Seasonal occurrence of *Cosmocerca podicipinus* (Nematoda: Cosmocercidae) in *Pseudopaludicola falcipes* (Anura: Leiuperidae) from the agricultural area in Corrientes, Argentina. Revista Ibero-Latinoamericana de Parasitología 68:173-179.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2010. First report of nematode parasites of *Physalaemus santafecinus* (Anura: Leiuperidae) from Corrientes, Argentina. Revista Mexicana de Biodiversidad 81:677-687.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2011. Cosmocercid nematodes of three species of frogs (Anura: Hylidae) from Corrientes, Argentina. Comparative Parasitology 78:212-216.
- Hamann, M. I., A. I. Kehr y C. E. González. 2006a. Species affinity and infracommunity ordination of helminths of *Leptodactylus chaquensis* (Anura: Leptodactylidae) in two contrasting environments from Northeastern Argentina. Journal of Parasitology 92:1171-1179.
- Hamann, M. I., A. I. Kehr, C. E. González, M. I. Duré y E. F. Schaefer. 2009. Parasite and reproductive features of *Scinax nasicus* (Anura: Hylidae) from a South American subtropical area. Interciencia 34:214-218.
- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. Ecology 59:67-77.
- Kokubum, M. N. C. y A. A. Giaretta. 2005. Reproductive ecology and behaviour of a species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylinae) with endotrophic tadpoles: Systematic implications. Journal of Natural History 39:1745-1758.
- Kokubum, M. N. C. y M. B. Sousa. 2008. Reproductive ecology of *Leptodactylus* aff. *hylaedactylus* (Anura, Leptodactylidae) from an open area in Northern Brazil. South American Journal of Herpetology 3:15-21.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton University Press, New Jersey. 132 p.
- Lutz, A. 1931. Sur la biologie des batraciens du Brésil (*L. nanus*). Compte Rendus des séances de la Société de Biologie, Paris 109:755-756.
- Lutz, B. 1947. Trends towards non-aquatic and direct development in frogs. Copeia 1947:242-252.

- Menin, M., A. P. Almeida y M. N. Kokubum. 2009. Reproductive aspects of *Leptodactylus hylaedactylus* (Anura: Leptodactylidae), a member of the *Leptodactylus marmoratus* species group, with a description of tadpoles and calls. *Journal of Natural History* 43:2257-2270.
- Montori, A. 1991. Alimentación de los adultos de *Euproctus asper* (Duges 1852) en la montaña media del Prepirineo catalán (España). *Revista Española de Herpetología* 5:23-36.
- Mordegliá, C. y M. C. Digiani. 1998. *Cosmocerca parva* Travassos, 1925 (Nematoda: Cosmocercidae) in toads from Argentina. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 93:737-738.
- Morrone, J. J. y S. Coscarón. 1998. Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomica. Sur, La Plata. 599 p.
- Prado, C. P. A. y C. F. B. Haddad. 2005. Size-fecundity relationships and reproductive investment in female frogs in the Pantanal, South-Western Brazil. *Herpetological Journal* 15:181-189.
- Reca, A., C. Úbeda y D. Grigera. 1994. Conservación de la fauna de tetrápodos. I. Un índice para su evaluación. *Mastozoología Neotropical* 1:17-28.
- Ruppert, E. E. y R. D. Barnes. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. 6ª Edición. McGraw-Hill Interamericana Editores, S.A. México. 1114 p.
- Shannon, C. E. y W. Weaver. 1949. *The mathematical theory of communications*. University of Illinois Press, Urbana. 144 p.
- Smales, L. R. 2007a. Acanthocephala in amphibians (Anura) and reptiles (Squamata) from Brazil and Paraguay with description of a new species. *Journal of Parasitology* 93:392-398
- Smales, L. R. 2007b. Acanthocephalans of Amphibians and Reptiles (Anura and Squamata) from Ecuador, with the description of *Pandosentis napoensis* n. sp. (Neoechinorhynchidae) from *Hyla fasciata*. *Zootaxa* 1445:49-56.
- Vicente, J. J., H. Oliveira Rodrigues, D. Correa Gomes y R. Magalhaes Pinto. 1990. Nematoides do Brasil. 2ª Parte: Nematoides de Anfíbios. *Revista Brasileira de Zoologia* 7:549-626.
- Zaracho, V. H. 2011. El género *Adenomera* Steindachner, 1867 (Anura: Leptodactylidae) en Argentina. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Argentina. 197 p.
- Zaracho, V. y M. Lamas. 2008. *Leptodactylus diptyx* (Tropical bullfrog). Endoparasites. *Herpetological Review* 39:461.